

LATICES CELULARES MOLDADAS POR COMPRESSÃO

Adonai Gimenez Calbo¹

Amauri Alves Nery²

Termos para indexação: câmara-de-pressão, *Ipomea batatas*, lamela media, padrão celular, volume gasoso intercelular.

KeIndex terms: elastic modules, compression, external force, intercellular air volume, *Ipomea batatas*, pressure chamber.

RESUMO

Látices triangular, quadrada e hexagonal foram empregadas para modelar tecidos com células comprimidas umas contra as outras. A fração do perímetro das células, em contato com as células vizinhas em um corte transversal foi denominado razão de compressão (α). Uma razão de compressão igual a zero indica volume gasoso intercelular (v_G , v/v) máximo e contato negligível entre células vizinhas, enquanto $\alpha=1$ indica v_G nulo e aderência completa entre células vizinhas na látice. O volume gasoso intercelular máximo (β , v/v), quando $\alpha=0$, foi 0,593 para látice triangular, 0,2146 para látice quadrada e 0,0931 para látice hexagonal. A equação $\alpha=1-\sqrt{\frac{V_G}{\beta}}$ foi derivada para relacionar α , β e v_G nas

látices estudadas, e é concebível que esta fórmula permita a obtenção de valores úteis de β em látices menos regulares de tecidos vegetais. A razão de compressão relaciona também a turgescência celular (P_s) e a compressão média do tecido (p) necessária para que as camadas celulares sejam mantidas em seus lugares ($P_s = p/\alpha$). Deformações intercelulares de raízes de batata-doce (*Ipomoea batatas* L.) em dois procedimentos de câmara-de-pressão foram empregados para obter informações sobre as variáveis α , v_G , p and P_s , β e o módulo linear de elasticidade volumétrica, da batata-doce cv. Coquinho e Princesa. Considerando que a raiz da batata-doce tenha P_s de até 8,0 MPa e uma seção de corte transversal de comprimento 30 μ m, a estabilidade da látice celular contra cisalhamento foi 12Nm⁻¹. Para aplicações biofísicas, sem aplicação de compressão externa, a constância de α foi sugerida como um critério

^{1,2} Embrapa Hortaliças, C.P. 0218, 70359-970, Brasília-DF, e-mail: adonai@cnph.embrapa.br

conveniente da estabilidade da látice celular para ensaios de estresses físicos, químicos ou bióticos aplicados a tecidos com crescimento desprezível. As seguintes inferências à respeito das forças de cisalhamento na lamela média e o desenvolvimento das intrusões de volume gasoso intercelulares foram obtidas: 1- Quanto menores as células menores as forças de cisalhamento nas bordas das lamelas médias; 2- Para células de volume igual e mesmo formato as forças de cisalhamento reduzem com o aumento de v_G ; 3- A separação de porções da lamela média deve ocorrer acima de um limiar de tensão de cisalhamento, o que requer pressão de turgescência positiva.

INTRODUÇÃO

As forças que moldam as látices celulares podem ser frouxamente classificadas em externas e internas. Internamente a pressão de turgescência (P_S) causa o esticamento das paredes celulares (Lockhart, 1964) que podem sofrer cisalhamento na vizinhança de duas ou mais células ao lado dos volumes intercelulares (Calbo *et al.*, 1995; Jeffree *et al.*, 1986 e Sakiyama, 1985). Ainda internamente a tensão apoplasmica (P_A) comprime a matriz celular (Calbo & Pessoa, 1994) e possivelmente possua um efeito de agregação celular, seria um componente menor da adesão entre células. As forças externas, ainda que possivelmente menos relevantes que P_S and P_A , causam também deformações, e reações morfológicas como a formação de lenho de tensão e lenho de compressão.

Hulbary (1944) considerou que a formação de volumes gasosos intercelulares seria um importante fator para a determinação da forma das células. A maioria dos artigos relacionados ao estabelecimento da forma dos órgãos e os seus padrões celulares internos, no entanto, tem sido efetuados sem considerar os volumes gasosos intercelulares. Cumming (1996), por exemplo, obteve um tratamento geométrico geral para um tecido epitelial espesso no qual não só os volumes intercelulares mas também a própria estrutura celular foi frouxamente envolvida no tratamento matemático.

Para o tratamento da formação dos volumes intercelulares em tecidos vegetais idealizados formados por látices celulares a ocorrência de mitose e de crescimento foram considerados nulos para os desenvolvimentos matemáticos neste trabalho. Adicionalmente presumiu-se que as células eram idênticas, tinham paredes celulares finas e estavam externamente envolvidas por figuras, hexagonais, quadradas ou triangulares, de lado de comprimento variável dentro dos quais as células seriam sujeitas a compressão. O desenvolvimento de equações foi efetuado para obter informações sobre razão de compressão, máximo volume gasoso intercelular, módulos de elasticidade, compressão agregante e estabilidade da lamela média a partir de ensaios nos quais o volume intercelular de raízes de batata-doce foram reduzidos por aplicação de externa de forças compressivas em câmara-de-pressão.

Teoria

As seguintes simplificações foram consideradas neste estudo: 1- Número constante de células idênticas; 2- Células envolvidas por prismas regulares; 3- Paredes celulares finas, flexíveis e não sujeitas a crescimento; 4- Intrusões de volume gasoso formadas por ação de forças dependentes da pressão de turgescência que agem nas lamelas médias entre duas ou mais células; 5- Compressão aplicada externamente afeta uniformemente a pressão de turgescência das células no tecido; e 6- Temperatura constante.

Algumas relações geométricas envolvidas no modelamento das paredes celulares que faziam os volumes intercelulares são:

1- Os volumes intercelulares (V_G) nos cantos dos prismas quadrados de lado S (Fig. 1) podem ser aproximados por

$$V_G = (4 - \pi)Lr^2 \quad [1]$$

onde, r é o raio de curvatura da parede celular que fazia V_G e L é o comprimento celular.

2- Para esta lâmina quadrada o volume de uma célula (V_C) pode ser computado somando os quadrados e os quartos de círculo da figura 1 multiplicados pelo comprimento L da célula. Nesta figura, a parte de S que toca a célula vizinha é denominada s .

$$V_C = L(\pi r^2 + s^2 + 4sr) = L[S^2 - (4 - \pi)r^2] \quad [2]$$

Alternativamente, o volume da célula pode ser obtido pela diferença entre o volume do prisma (LS^2) e V_G (Eq. 1)

$$V_C = L[S^2 - (4 - \pi)r^2] \quad [3]$$

3- O raio associado a V_G (Fig. 1) r na Eq. 1 pode ser substituído por $(S-s)/2$:

$$V_G = L(S^2 - 2sS + s^2)(4 - \pi) / 4 \quad [4]$$

4- Definindo-se a razão de compressão α por $\alpha = s/S$ a razão entre V_G and α pode ser obtida dividindo-se a Eq. 4 pelo volume do prisma ($V_G + V_C = LS^2$):

$$v_G = \frac{4 - \pi}{4} (1 - 2\alpha + \alpha^2) \quad [5]$$

Na Eq. 5 $v_G = \frac{V_G}{V_G + V_C}$.

5- A expressão análoga que relaciona α e V_G derivada para uma lâmina triangular (Fig. 2) é:

$$v_G = \left(\frac{3}{2} - \frac{\pi\sqrt{3}}{6}\right)(1 - 2\alpha + \alpha^2) \quad [6]$$

e para uma látice hexagonal (Fig. 2) é:

$$\left(\frac{3}{2} - \frac{\pi\sqrt{3}}{6}\right)(1 - 2\alpha + \alpha^2) \quad [7]$$

6- Nas Eq. 5, 6 e 7 v_G é nulo quando $\alpha=1$. O valor máximo permissível de V_G (v/v) intruso, para $\alpha=0$, em látices triangulares, quadradas e hexagonais são $\left(\frac{3}{2} - \frac{\pi\sqrt{3}}{6}\right)$, $\frac{4-\pi}{4}$, $\left(1 - \frac{\pi}{2\sqrt{3}}\right)$, respectivamente. Parece relevante supor que o volume gasoso contido em intrusões genéricas da látice celular possa ser aproximado por:

$$\frac{V_G}{\beta} = (1 - 2\alpha + \alpha^2) \quad [8]$$

na Eq. 8 β é o maior valor possível de v_G (v/v) para uma látice especificada. O isolamento de α da Eq. 8 gera:

$$\alpha = 1 - \sqrt{\frac{V_G}{\beta}} \quad [9]$$

7- O perímetro celular b (Fig. 1) é:

$$b = 2\pi r + 4s \quad [10]$$

Como $r=(S-s)/2$ e $s=\alpha S$ pode-se obter b como função de V_G após substituições apropriadas nas equações 9 e 10..

$$b = S[4 - 2\sqrt{(4-\pi)v_G}] \quad [11]$$

8- A razão $\frac{V_G}{V_G + V_C}$ representada por v_G depende apenas das látices consideradas e é independente do tamanho celular, um fato que sugere o seguinte axioma: “Órgãos inteiros de qualquer formato compostos de células prismáticas arranjadas de acordo com látices uniformes podem ser tratadas como uma única célula prismática com volumes gasosos V_G nos cantos deste único prisma de volume total igual ao volume do órgão.” Este axioma será necessário para estimar α , b , S , variáveis derivadas e outros parâmetros a partir do modelamento do comportamento de plantas de acordo com as látices regulares aqui idealizadas.

Compressão, deformação e forças de agregação

A união de muitas células túrgidas quase poliedricas envolve forças adesivas nas lamelas médias. Sem esta adesão ocorreria uma espontânea separação das células, que ficariam elipsoidais. Claro que paredes celulares planas entre um par de células vizinhas envolve o pressuposto de que ambas apresentam a mesma pressão de turgescência. Esta força de agregação F , para manter no lugar uma área retangular sL na célula ilustrada na figura 1 pode ser relacionada com a pressão de turgescência P_s pela Eq. 12.

$$F = P_s Ls \quad [12]$$

F pode também ser calculado como o produto entre a pressão média p vezes a área da face do prisma SL (Eq. 13). Esta pressão média p será aqui denominada pressão de agregação.

$$F = pSL \quad [13]$$

A relação entre a pressão de turgescência (P_s) e p é então obtida lembrando-se que $s = S\alpha$. Assim dividindo-se ambos os lados da Eq. 13 por αSL e tirando-se P_s da equação 12 se obtém:

$$P_s = p/\alpha \quad [14]$$

Se p recebe adições de uma pressão aplicada externamente (Δp) então a Eq. 14 pode ser re escrita como:

$$P_s = P_{s0} + \Delta P_s = \frac{\Delta p + p_0}{\alpha} \quad [15]$$

Na Eq. 15 p_0 e P_{s0} são parâmetros que poderão ser estimados de ensaios experimentais nos quais α (Eq. 9) é avaliado como uma função de Δp . O produto entre os parâmetros $p_0 S_0 L_0$, é a força de agregação com a qual a lamela média suporta a face celular.

Compressão sob turgor constante

Se um incremento de força dF é aplicado a uma camada celular (Fig. 1) sem causar uma aumento na pressão de turgescência (P_s) e no comprimento celular (L), então este incremento pode representado por:

$$dF = d(SLp) = P_s ds \quad [16]$$

Com uso das Eq. 12 e 13 pode-se mostrar que $Sp = sP_s$, consequentemente com a divisão da Eq. 17 por SLp se obtém:

$$\frac{d(Sp)}{Sp} = \frac{s}{s_0} \quad [17]$$

A integração da Eq. 17 entre s_0 e s , e entre $S_0 p_0$ e Sp resulta:

$$\frac{Sp}{S_0 p_0} = \frac{s}{s_0} \quad [18]$$

usando α (s/S) e α_0 (s_0/S_0) a Eq. 18 pode ser reescrita como:

$$p = \frac{p_0 \alpha}{\alpha_0} \quad [19]$$

com a substituição de α por sua expressão em v_G (Eq. 9) e escolhendo $\alpha_0=1$, obtém-se uma expressão que relaciona v_G e a pressão externa aplicada Δp (Eq. 20).

$$\frac{v_G}{\beta} = \left(1 - \frac{p_i + \Delta p}{p_0}\right)^2 \quad [20]$$

Na Eq. 20 p_i é a compressão suportada pela lamela média, Δp é a redução da pressão externa requerida para aumentar o volume intercelular de zero para V_G e p_0 é a menor carga compressiva requerida para manter no lugar células com volume intercelular nulo.

Compressão sob volume celular constante

Para uma célula com comprimento L e perímetro b em uma látice quadrada o módulo de elasticidade Hookeiano (E) pode ser escrito como:

$$\frac{db}{b} = \frac{d(F/L)}{E} \quad [21]$$

Considerando que $F=pSL$ a integração da Eq. 21 gera:

$$Ln \frac{b}{b_0} = \frac{pS - p_0S_0}{E} \quad [22]$$

Substituindo-se b (Eq. 11), a equação 22 pode ser escrita como:

$$ELn\left\{\frac{S[4 - 2\sqrt{(4 - \pi)v_G}]}{S_0[4 - 2\sqrt{(4 - \pi)v_{G0}}]}\right\} = pS - p_0S_0 = (p_0 + \Delta p)S - p_0S_0 \quad [23]$$

Se a razão $a=L/S$ é constante então $S=a^{-1/3}(V_G+V_C)^{1/3}$ pode ser substituído na equação 23. Na equação 23 V_G não pode ser separado como uma função de Δp e como consequência, requer tratamento numérico de equação implícita para o ajuste de V_G como uma função da compressão externa aplicada (Δp), de acordo com os parâmetros p_0 e E .

Módulo elástico volumétrico e V_G

Em um ensaio de compressão a redução do volume do órgão (V_G+V_C) poderia ser relacionada com um módulo de elasticidade volumétrico E por:

$$\frac{dV_G}{V_G + V_C} = -\frac{dp}{E} \quad [24]$$

A integração da Eq. 24 gera:

$$Ln \frac{V_G + V_C}{V_{G0} + V_C} = -\frac{\Delta p}{E} \quad [25]$$

Uma equação diferente pode ser formulada considerando que apenas os volumes intercelulares são deformados de acordo com um módulo de elasticidade associado às paredes celulares que faceiam a malha de volumes gasosos intercelulares (E_1 , Eq. 26).

$$\frac{dV_G}{V_G} = \frac{dp}{E_1} \quad [26]$$

A Eq. 26 é integrada para:

$$\ln \frac{V_G}{V_{G0}} = - \frac{\Delta p}{E_1} \quad [27]$$

Esponaneidade da formação de V_G

Uma forma de considerar a formação de V_G é estimar a tensão necessária para cisalhar, ou rasgar, a látice celular através das lamelas médias. Na ausência de uma compressão externa a tensão de cisalhamento por unidade de comprimento celular é ($T_L = F/L$). A força de cisalhamento (Fig. 1) é ($F = sLP_s$) dividido por 2, duas lamelas médias, e multiplicado pelo comprimento celular (L) (Eq. 28).

$$T_L = \frac{sP_s}{2} \quad [28]$$

Outro procedimento, seria considerar a formação de V_G associada a uma alteração da energia livre. Primeiro, se o contorno das células pode ser considerado elástico e impermeável a água, então, a látice destas células deverá sofrer alterações de volume iguais as variações do volume gasoso intercelular V_G , durante um ensaio de compressão. Sem perda de água o turgor deve aumentar durante a compressão em função do esticamento da parede celular, enquanto α aumenta e V_G diminui. O trabalho (w) produzido (redução da energia livre) por uma célula contra a látice durante a despressurização é a energia elástica armazenada na parede celular Eq. 31:

$$w = \frac{k(b^2 - b_0^2)}{2} \quad [29]$$

Na Eq. 29 k é a constante elástica para uma célula de comprimento unitário e perímetro b . Um segundo sistema ideal seria uma látice de células com pressão interna constante de tal forma que

$$w = P_s \Delta V_G \quad [30]$$

MATERIAL E MÉTODOS

Raízes de batata-doce cv. Princesa e Coquinho produzidas na Embrapa Hortaliças foram seladas externamente e comprimidas em câmaras-de-pressão especiais. Nestes ensaios a deformação dos volumes intercelulares foi estimada seja pelo efluxo de ar medido na pressão local (Calbo *et al.*, 1995) ou por pela redução do volume do órgão medida pelo volume de água que entrou no potômetro (Calbo & Nery, 1994).

A medida direta da deformação do volume intercelular sugerida por Calbo & Nery (1994) foi feita no potômetro potômetro rígido (Fig. 3). Neste potômetro uma câmara de baixo volume morto denominada câmara de Devaux foi acoplada ao órgão. Em seguida o órgão e a câmara de Devaux foram recobertos por uma massa selante plástica. Pela câmara de Devaux ocorreu a saída do ar da atmosfera interna, que se manteve presumidamente na pressão barométrica local. Esta conexão também assegurou que a compressão aplicada fosse a diferença entre a pressão da água que preencheu o potômetro e a pressão barométrica local mantida na atmosfera interna com auxílio da câmara de Devaux.

Somente foram empregadas pressões menores do que a necessária para remover a primeira gota de seiva apoplásmica (Fig. 4) para assegurar a manutenção das condições de contorno presumidas, de volume ou de turgor constantes, para as derivações matemáticas.

Medição de V_G e V_C

A massa do órgão foi medida e em seguida empuxo do órgão imerso em água foi registrado. Com a massa e o empuxo, o volume do órgão foi estimado de acordo com o princípio de Arquimedes.

O volume intercelular total V_G foi medido de acordo com a deformação máxima do órgão no procedimento potométrico (Calbo & Nery, 1994) e de acordo com a quantidade total de ar removida do órgão comprimido (Calbo & Nery, 1994; Calbo *et al.*, 1995).

O volume das células V_C foi obtido como a diferença entre o volume do órgão (V_o) e o volume gasoso intercelular (V_G).

Avaliação de firmeza

Outra forma de avaliar a deformação celular foi pela aplicação do método da aplainação para medir a firmeza dependente da pressão de turgescência de órgãos parenquimatosos (Calbo & Nery, 1995; Bernstein & Lustig, 1981).

Tamanho das células

O lado médio de uma célula foi estimado como a raiz quadrada do corte transversal dividido pelo número de células $S = \sqrt{\frac{area}{cells}}$.

Modelos e estatística

O valor de cada modelo foi considerado sob a perspectiva do significado e magnitude de parâmetros físicos ajustados para a batata-doce. Os resíduos, obtidos pela subtração de cada dado experimental de seu valor estimado, foram avaliados e a distribuição tendenciosa dos dados foi considerada como indicativo dos desvios das condições idealizadas. Os Arquivos de Análise de Crescimento (Embrapa Hortaliças, 1989) foram empregados para os ajustes não lineares de equações a dados.

RESULTADOS

A estimativa potométrica da redução do V_G de raízes de batata-doce em função da compressão aplicada foi similar às quantidades de ar expelidas através da Câmara de Devaux (Fig. 3). Contudo, a curva potométrica foi mais suave e menos sujeita a erros, como o de solubilização de gases conforme foi anteriormente mencionado por Calbo *et al.* (1995).

O módulo volumétrico de elasticidade associado com a deformação do órgão inteiro (Eq. 25) gerou um ajustamento fraco (Tabela 1). Apesar disto a Eq. 25 permitiu uma estimativa da pressão na qual o V_G foi reduzido para zero.

O módulo de elasticidade volumétrico E_1 associado apenas com a deformação das paredes celulares que faziam os volumes gasosos intercelulares (Eq. 27) gerou um ajustamento muito melhor (Tabela 1), possivelmente porque apenas as paredes celulares que faziam os volumes intercelulares iniciais contribuíram para a redução de V_G durante a compressão das raízes. De acordo com este modelo (Eq. 27) o V_G só seria reduzido a zero sob pressões extraordinariamente altas.

Compressão de V_G sob turgor presumidamente constante

A redução de V_G em função da compressão para o modelo de turgor constante gerou um bom ajuste (Tabela 1). A maior parte da variação experimental (>99%) foi explicada por este modelo. Para o ajuste deste modelo (Eq. 20) β foi fixado em $(4-\pi)/4$, porque a liberação de β para o ajuste paramétrico não aumentou a fração da variação explicada pelo modelo. Na verdade o valor de β ajustado nestes casos ficou muito próximo deste valor teórico válido para látices quadradas.

Com este modelo de turgor constante a pressão de agregação p_i foi estimada em $\cong 700$ kPa enquanto a pressão de turgescência celular p_0 foi estimada em $\cong 1200$ kPa para $\alpha_0=1$.

Compressão de V_G sobre volume celular presumidamente constante

Nestes ensaios de compressão as raízes não perderam água, contudo, apesar desta aproximação macroscópica ao volume celular constante, alguma troca de água poderia ter ocorrido entre o simplasma e o apoplasto em função da variação da tensão da água no apoplasto. O ajustamento de v_G em função da pressão para células de volume presumidamente constante (Eq. 23) foi melhor do que sob turgor presumidamente constante (Tabela 1). A melhoria, contudo, foi pequena e poderia ser parcialmente justificada pelo envolvimento do módulo das paredes celulares, um parâmetro de ajuste inexistente na Eq. 19.

De acordo com o modelo de célula com volume constante a pressão de agregação foi estimada em 584 kPa. Neste modelo, o volume intercelular inicial V_{Gi} foi o parâmetro medido com maior acuracidade (CV=4.4%). A pressão requerida para reduzir V_G para zero foi estimada em 1440 kPa, esta pressão medida com coeficiente de variação (CV) de 6% seria o turgor logo que V_G foi reduzido para zero. O módulo de elasticidade linear de 3248 N/m estimado com CV de 9,8% foi o parâmetro avaliado com menor precisão neste modelo.

A pressão de turgescência estimada sob $V_G=0$ (p_0) com o emprego da Eq. 23 foi similar a turgescência estimada com a Eq. 19. Pela similaridade das estimativas de turgescência sugere-se que p_0 foi estimado corretamente. A pressão de agregação (p_i) suportada pela lamela média foi maior no modelo de células com pressão de turgescência constante (Tabela 1) que no modelo de células com volume constante. No entanto, considerando as dificuldades conceituais envolvidas, a obtenção de uma diferença de apenas 10% entre as estimativas é um indicativo da boa confiabilidade preditiva destes modelos.

Forças de cisalhamento na lamela média

A pressão de agregação, que mantém as células das raízes de batata-doce no seu lugar sem o emprego de compressão foi estimada em 678,5 kPa com a Eq. 20 e em 584 kPa com a Eq. 23.

DISCUSSÃO

Algumas das condições presumidas neste trabalho, foram previamente consideradas em outros tratamentos físico-químicos do comportamento do volume da planta no tempo por Lockhart (1964) e Calbo & Nery (1995) foram:

1- *Número constante de células idênticas* – Com células idênticas é mais fácil construir látices quadradas, triangulares e hexagonais, as quais são aproximações para fazer inferências a respeito do comportamento físico aproximado de tecidos de plantas reais. Steckel et al. (1995) empregaram esta simplificação para construir a simulação gráfica de tecidos epiteliais. Assumir um número constante de células parece mais adequado em ensaios curtos de órgãos que já atingiram o número máximo de células.

2- *Cada célula pode ser circunscrita no interior de um prisma* – Considerar as células como figuras prismáticas parece uma aproximação razoável para tecidos com células alongadas. Deste ponto de vista a adição de volume intercelulares não causa alterações no número de faces celulares conforme demonstrou Hulbary (1944).

3- *Células com paredes finas, flexíveis e não sujeitas a crescimento* – Esta condição presumida, associada ou não a noção de elasticidade, pode ser considerada razoável para tecidos parenquimatosos. Paredes finas ou volume apoplasmico reduzido assegura que a tensão da água nas paredes celulares não causa forças coesivas responsáveis por respostas plásticas ou elásticas do tipo descrito por Calbo & Pessoa (1994), desde que α permaneça constante. O problema que o crescimento causa torna-se tanto menor quanto mais curto for o ensaio.

4- Os volumes intercelulares são formadas pelo cisalhamento da lamela média – A formação esquisógena de volumes intercelulares nos cantos de duas ou mais células (Hulbary, 1944; Canny & Huang, 1993; Jeffree *et al.*, 1986) é representado nesta condição presumida, enquanto a formação lisógena de aerênquima em algumas plantas tolerantes a inundação que envolve a morte ou lise de células (Hulbary, 1944; Armstrong & Armstrong, 1994) é desprezada neste trabalho. A restrição adicional de “formação de um padrão regular” limita muito mais o número de tecidos e órgãos para o modelamento conforme sugeriu a inspeção das figuras anatômicas contidas nos trabalhos de Hulbary (1944) e de Esau (1964).

Considerações sobre os módulos de elasticidade volumétricos

O módulo de elasticidade E para a deformação do órgão inteiro (Eq. 26) e E_1 para a deformação das paredes celulares que inicialmente faceavam as paredes celulares ao lado dos volume intercelulares (Eq. 27) não parecem estar facilmente relacionados com o módulo de elasticidade volumétrico obtido por alteração do conteúdo de água dos tecidos com uma câmara-de-pressão ou em determinações efetuadas com sonda de pressão (Murphy & Ortega, 1995), porque a compressão causa alteração do formato das células (Calbo *et al.*, 1995).

Compressão de VG sob turgor presumidamente constante

As estimativas da pressão de turgescência ($p_0=678\text{kPa}$, Eq. 19, Tabela 1) foram similares aos valores de pressão de amassamento para as raízes de batata-doce (Calbo & Nery, 1995). Para a técnica de amassamento aplainativo a medida de firmeza seria numericamente igual ao turgor no caso em que o seguinte axioma for verdadeiro: “*tecidos vegetais com células aproximadamente homogêneas, de paredes celulares delgadas e com boa condutividade hidráulica de acoplamento intercelular apresentam resposta elástica sob a ação de forças, similar a de um órgão volumoso revestido por uma parede elástica fina e impermeável com uma pressão interna igual a pressão de turgescência encontrada nas células individuais*”. Este axioma permitiu a extensão da técnica do amassamento aplainativo de órgãos com tecido dermal constituído de paredes celulares finas como tomate e cenoura. Previamente, a técnica do amassamento aplainativo tinha sido empregada para balões e para avaliar a pressão de turgescência de uva (Bernstein & Lustig, 1981 e 1985).

Alongamento elástico da parede celular

A Equação 23 foi desenvolvida para representar V_G em função da compressão para uma látice regular na qual o volume celular permanece constante, enquanto a parede celular é alongada pelo esticamento causado pelo aumento da pressão de turgescência no tecido comprimido. A redução de V_G pela compressão neste caso é acompanhada de um aumento do perímetro das células (b), o que causaria um aumento da pressão de turgescência.

O módulo de elasticidade (ϵ), a pressão de agregação no início do ensaio de compressão (p_i) e a pressão de turgescência no ponto em que V_G foi zerado (p_0), foram obtidos durante o ajuste numérico (Tabela 1). Infelizmente não foram recuperados outras referências experimentais sobre estes parâmetros na inspeção da literatura.

Modelos de látice celular

Para a batata-doce empregou-se o modelo de látice quadrada, que ofereceu o melhor ajuste matemático e pareceu uma representação da realidade anatômica, que possivelmente não possa ser superada por outra látice regular.

Futuramente, baseado em inspeções anatômicas preliminares procurar-se-ão hortaliças que possam ser ajustadas de acordo com modelos de látices triangulares e hexagonais (Fig. 2). A primeira vista, órgãos com volumes gasosos muito baixos como a batata (*Solanum tuberosum*) e cenoura (*Daucus carota*) são candidatos para modelamento com equações derivadas para látices hexagonais. O apoio de anatomistas possivelmente seja necessário para identificar órgãos que possam ser modelados por equações derivadas para látices de células constritas em prismas triangulares.

Se os três tipos de látice regular forem naturalmente produzidos por raízes, então aquelas plantas com látice hexagonal seriam as de menor volume gasoso (0 a 9,31% v/v) e somente poderiam ser desenvolvidas em solos com boa aeração. Raízes com padrões de látice quadrada teriam maiores volumes intercelulares (0 a 21,46% v/v) e poderiam crescer em solos mais pesados, com aeração menos satisfatória. Plantas com padrão celular que possa ser aproximado pelas látices triangulares (Fig. 2) poderiam ter volumes gasoso intercelulares muito mais abundantes (0 a 59,3%) e poderiam inclusive sobreviver em terrenos permanentemente alagados, a semelhança do que ocorre com plantas com aerenquima de formação lisógena.

Forças de cisalhamento na lamela média

Os tecidos meristemáticos são similares a bolhas de sabão (Sifton, 1945 and 1957) nos quais os volumes gasosos intercelulares não chegam a ser observáveis por microscópica óptica. Durante a diferenciação os volumes gasosos são gradualmente formados entre as paredes celulares. O crescimento celular e possivelmente o enfraquecimento da lamela média aumentam a separação das células pelas forças de cisalhamento dependentes do turgor (Eq. 28). De acordo com Jeffree *et al.* (1986) estas forças que atuam entre duas ou mais células possuem um importante papel, no desenvolvimento dos volumes gasosos intercelulares.

A inspeção das Eq. 9 e 28 permite as seguintes inferências à respeito das forças de cisalhamento na lamela média e o desenvolvimento das intrusões de volume gasoso intercelular:

1- Quanto menores as células menores as forças de cisalhamento nas bordas das lamelas médias;

2- Para células de volume igual e mesmo formato as forças de cisalhamento reduzem com o aumento de V_G ;

3- A separação de porções da lamela média deve ocorrer acima de um limiar de tensão de cisalhamento, o que requer pressão de turgescência positiva.

Em raízes batata-doce, forças de cisalhamento foram estimadas em 12N/m para uma pressão de turgescência de até 0,8MPa. A resistência a uma tensão desta magnitude ou maior é necessária para que fique assegurada a estabilidade de V_G . Do ponto de vista macroscópico tal estabilidade de V_G poderia ser descrita como: " *V_G permanecerá estável em tecidos não sujeitos a compressão externa enquanto α continuar constante*". Esta descrição poderá não ser exata de um ponto de vista molecular mas certamente será útil em estudos biofísicos nos quais V_G varia em função de estresses físicos, químicos ou biológicos.

AGRADECIMENTOS

O autor A. G. C. agradece do CNPq pelo suporte financeiro na realização desta pesquisa.

LITERATURA CITADA

ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. Chlorophyll development in mature lyigenous and schizogenous root aerenchymas provides evidence of continuing cortical cell viability. **New Phytologist**, v. 126, p.493-497, 1994.

BERNSTEIN, Z. ; LUSTIG, I. A new method of firmness measurement on grape berries and other juicy fruits. **Vitis**, v. 20, p. 15-21, 1981.

BERNSTEIN, Z.; LUSTIG, I. Hydrostatic methods of measurement of firmness and turgor pressures of grape berries (*Vitis vinifera* L.). **Scientia Horticulturae**, v. 25, p.129-136, 1985.

CALBO, A.G.; NERY, A.A. Medida de firmeza de cenoura e tomate por aplanção. **Horticultura Brasileira**, v.12, n.1, p.14-18,1995.

CALBO, A.G.; NERY, A.A. Methods to measure gaseous volume in plants. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.6, n.2, p.153-162, 1994.

CALBO, A.G.; NERY, A.A. Methods for measurement of gas volume of fruits and vegetables. **Journal of the American Society for Horticultural Sciences**, 120(2):217-221, 1995.

CALBO, A.G.; NERY, A.A.; HERRMANN, P.S.P. Intercellular deformation in compressed organs. **Annals of Botany**, v.76, p.365-370, 1995.

Nº. 29, outubro de 1999. p.1-19

- CALBO, A.G.; PESSOA, J.D.C. A plant growth re-analysis. An extension of Lockhart's equation to multicellular plants. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 6, n. 2, p. 83-89, 1994.
- CANNY, M.J.; HUNG, C.X. What is in the intercellular spaces of roots? Evidence from the cryo-analytical-scanning electron microscope. **Physiologia Plantarum**, v. 87, p. 561-568, 1993.
- CUMMINGS, F.W. Geometrical concepts in epithelial sheets. **Journal of Theoretical Biology**, v. 179, p. 41-48, 1996.
- HULBARY, R.L. The influence of air spaces on the three-dimensional shapes o cell in elodea stems, and a comparison with pith cells of *Ailanthus* **American Journal of Botany**, v. 31, p. 561-579, 1944.
- JEFFREE, C.E.; DALE, J.E.; FRY, S.C. The genesis of intercellular spaces in developing leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Protoplasma**, v. 132, p. 90-98, 1986.
- MURPHY, R.; ORTEGA, J.K.E. A new pressure probe method to determine the average volumetric elastic modules of cells in plant tissue. **Plant Physiology**, v. 107, p.995-1005, 1995.
- SAKIYAMA, R. Estimation of the pressure and volume of gas in plant tissues using a pressure chamber. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science**, v. 53, n. 4, p. 453-458, 1985.

TABELA 1- Coeficiente médio (n=5) e erro padrão da média para quatro modelos físicos de ajustamento da redução de V_G em função da carga compressiva (Δp). Os ensaios foram realizados em raízes de batata-doce empregando o potômetro pressurizado na cv. Princesa e a com emprego da medida do ar expelido na cv. Coquinho.

Parâmetro	Princesa		Coquinho	
	média ± se	R ² (média)	média ± se	R ² (média)
Compressão com elasticidade distribuída no órgão inteiro - Eq. 25				
V _{Co} (v/v)	0.9433 ± 0.0036	0.976	0.9593 ± 0.0014	0.925
E ₁ (kPa)	8302 ± 353		9844 ± 1369	
Compressão com elasticidade limitada às paredes celulares que faceiam V _G – Eq. 27				
VGo (v/v)	0.0609 ± 0.0030	0.993	0.04314 ±0.0015	0.973
	295,0±30,5		258,0±37,0	
Compressão de células sob turgor presumidamente constante - Eq. 19				
p _i (kPa)	678.5 ±32.7	0.9901	819.5± 127.0	0.9538
p _o (kPa)	1430 ± 89		1460 ± 208	
Compressão de células com paredes presumidamente não extensíveis – Eq. 23				
p _i (kPa)	584.4 ± 26.0	0.9921		
p _o (kPa)	1440 ± 86.0			
E (N/m)	32486 ± 3180			

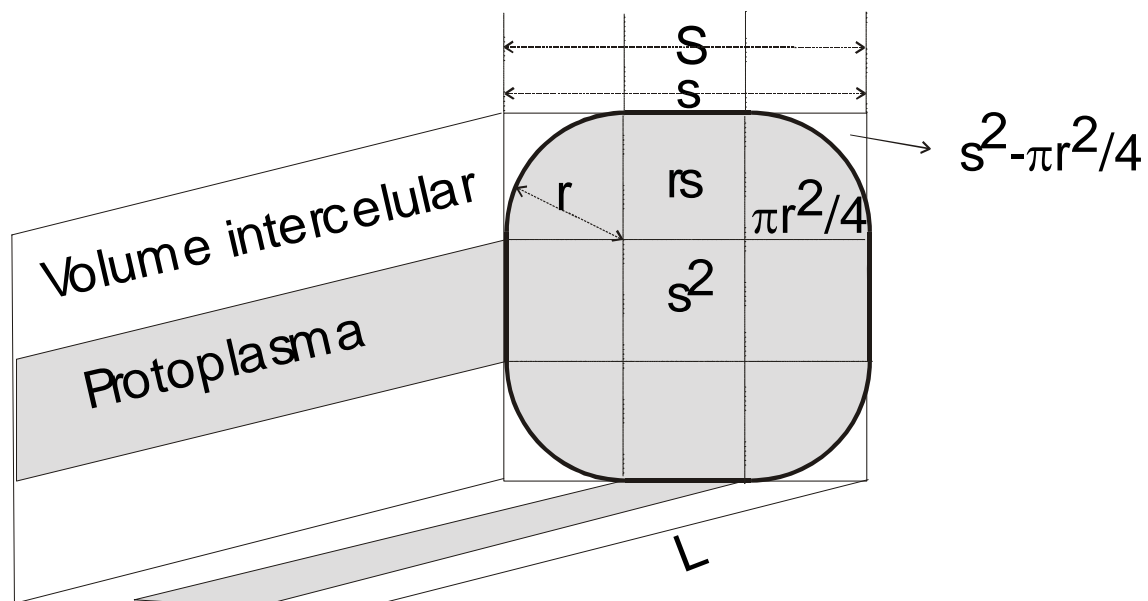


FIGURA 1- Célula idealizada de comprimento L envolta por um prisma imaginário de lado S , que faceia células vizinhas idênticas através das face planas de lado s . O raio de curvatura que faceia o volume intercelular foi r . As fórmulas dentro das áreas transversais são as superfícies de retângulos, quadrados, quartos de círculo e a diferença entre as áreas do quadrado de lado r e a área do quarto de círculo de raio r .

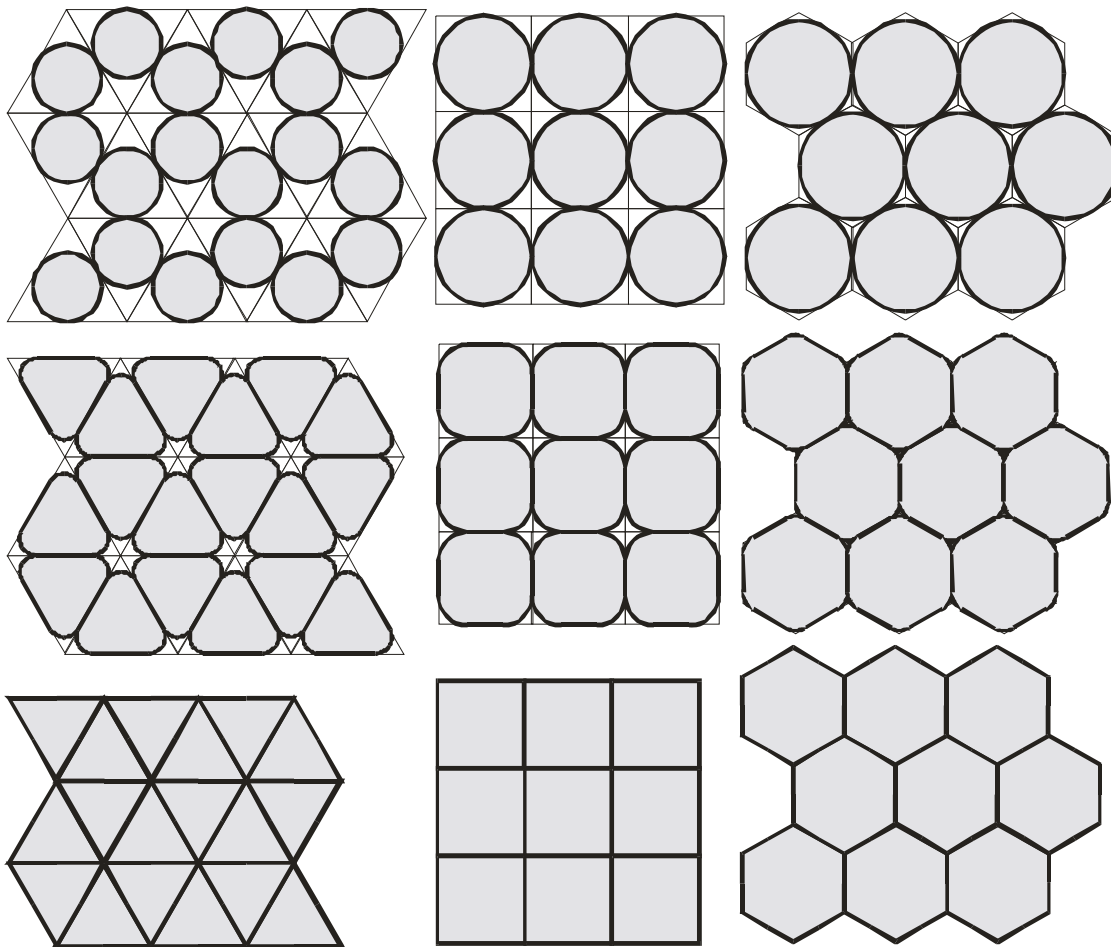


FIGURA 2- O comportamento idealizado em vista de cortes transversais de células conforme látices triangulares (esquerda), cúbicas (centro) e hexagonais (direita) nas quais a única causa de adesão entre células seria causada por uma compressão externa do órgão ou como é mais comum pela tensão suportada nas bordas das lamelas médias, na ausência de compressão externa. As látices com maiores intrusões gasosos no topo, representam células sem compressão externa equivalente. A meia altura as látice com células submetidas compressões intermediárias e na base as látices submetidas a compressão externa equivalente de magnitude superior a P_s .

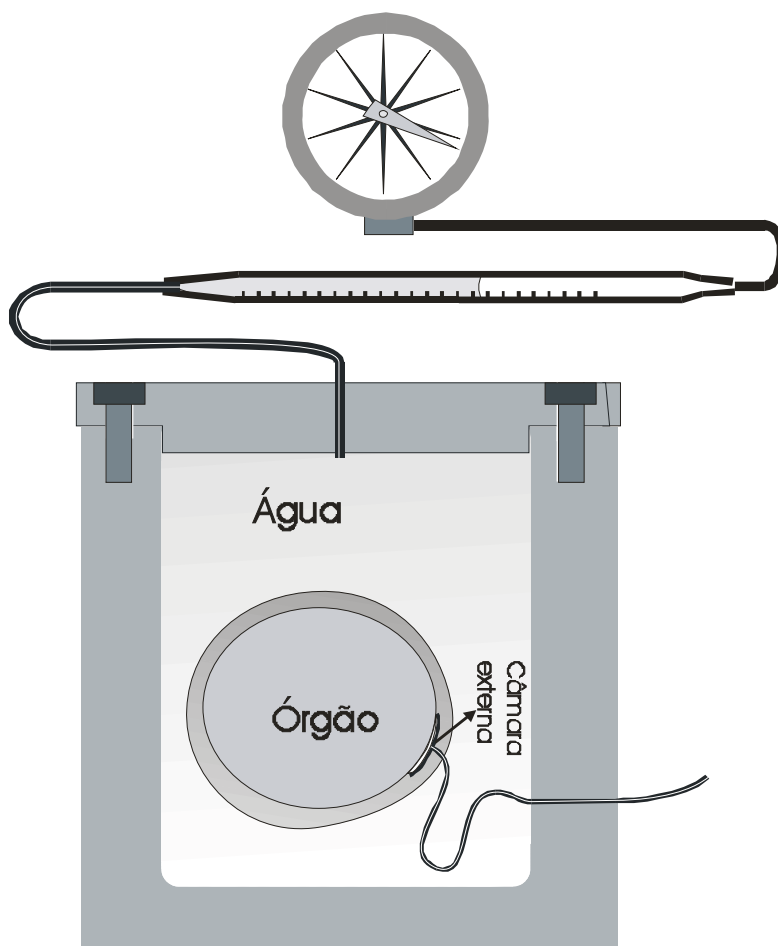


FIGURA 3- Câmara-depressão cheia de água sem juntas elásticas, denominada “potômetro” empregada para estudar a deformação celular de raízes com a atmosfera interna mantida na pressão barométrica local, com auxílio de selamento externo do órgão com um vedante plástico e a conexão da atmosfera interna com o ambiente externo através de um tubo capilar.

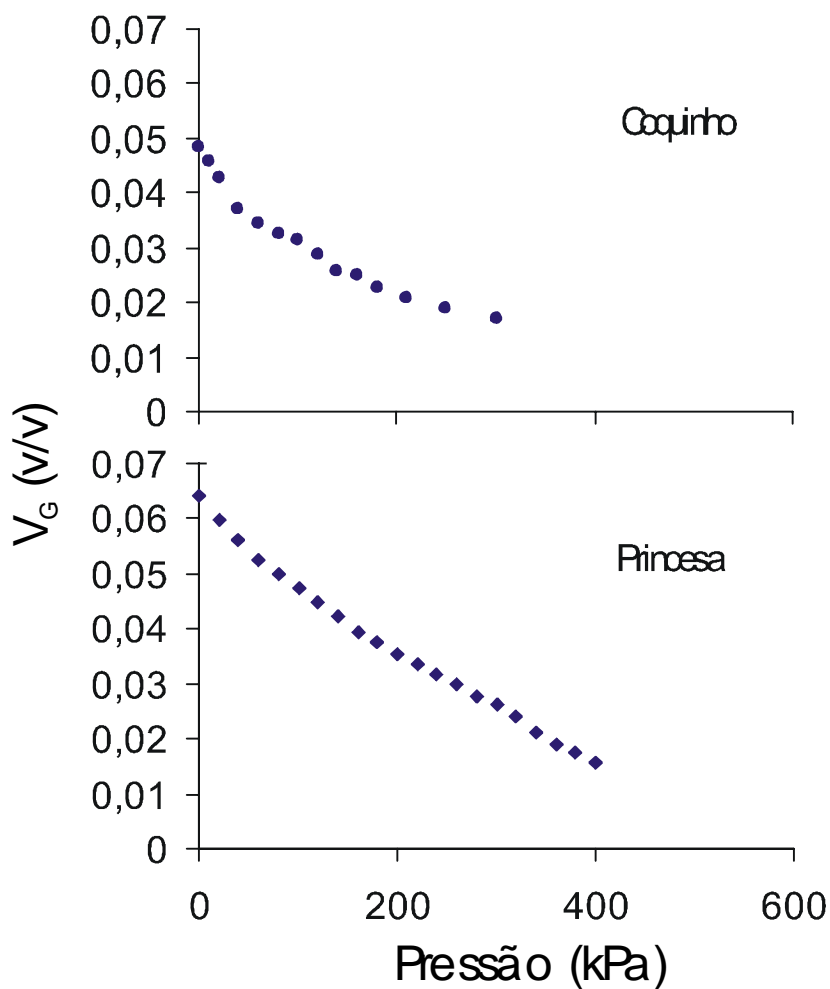


FIGURA 4- Curvas típicas de volume gasoso intercelular V_G (v/v) de raízes de batata-doce obtidas por extração do ar através da câmara de Devaux da cv. Coquinho no topo e pela medida em potômetro pressurizado na cv. Princesa na curva inferior.

Tiragem: 50 exemplares

Produção editorial:

Área de Comunicação e Negócios

Dione Melo da Silva

Márcia Regina Parente

Impressão:

SSA – Setor de Serviços Auxiliares